

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

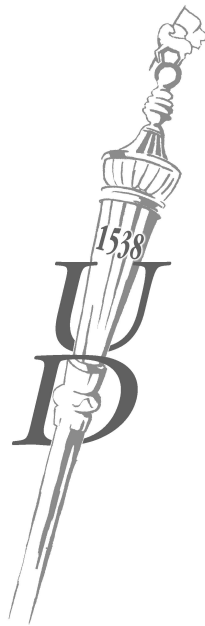
## **Madarak vonuláshoz való morfológiai adaptációi**

## **Morphological adaptations to migration in birds**

VINCZE ORSOLYA

Témavezető: Prof. Barta Zoltán

Konzulens: Dr. Pap Péter László



**DEBRECENI EGYETEM**  
**Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

**Debrecen, 2017**

# Madarak vonuláshoz való morfológiai adaptációi

## 1. Bevezető és célkitűzések

A vonulás vagy migráció, az állatok körében általában éves ciklusokban előforduló, viszonylag hosszú távú, rendszerint szezonálisan bekövetkező aktív irányított mozgást jelenti amelyet az éghajlat vagy a források szezonális elérhetősége idéz elő és amelyek az állatok viszonylag szinkronizált térbeli mozgását vonják maguk után (Rappole 2013). A vonulási viselkedés széles körben elterjedt az állatok világában, a madarak körében pedig aránytalanul magas a vonuló fajok száma a többi állatcsoporthoz viszonyítva (Kirby és mtsai. 2008). A madarak vándorlása számos kérdést vet fel e viselkedés eredetéről, költségeiről és adaptív voltáról, valamint azokról a fiziológiai és morfológiai adaptációkról, amelyek lehetővé teszik a madarak elképesztő vonulási mozgásait. A madarak vonulási viselkedésének tanulmányozása és megértése igen fontos a biológiai sokféleség megőrzésére, közegészségügyi okok és a globális környezeti változások tekintetében egyaránt.

A hosszú távú vonulás az egyik legszélsőségesebb fiziológiai stresszhelyzet, amellyel a madarak életük során találkozhatnak (Weber 2009). Ezt tükrözi mortalitási rátájuk is, amely magasabb a vonulás során, mint az év bármely más szakában, valamint a mortalitás emelkedése a vonulási távolság növekedésével (Somveille és mtsai., 2015). Nyilvánvaló tehát, hogy a vonulási viselkedés jelentős fiziológiai költségekkel jár, amelyeket a szezonálisan ingadozó erőforrások kiaknázásának előnyei kompenzálnak. A madarak körében számos fiziológiai, valamint külső és belső morfológiai adaptációt ismerünk, melyek a hatékony erőforrás-kihasználást és a helyváltoztatás költségeinek minimalizálását szolgálják, lehetővé téve számukra, hogy az állatvilág leglenyűgözőbb utazásait vigyék véghez vonulásuk során (Newton 2010). Ezen adaptációk közül a legfontosabb a repülési képességük, mely lehetővé teszi a földrajzi barrierék és a predációs nyomás legyőzését, valamint rendkívül költség- és idő-hatékony helyváltoztatást biztosít. A repülési képességet számos kulcsfontosságú adaptáció biztosítja, ilyenek például az erős repülő izmok, a megnövekedett csontfelszín, ahol ezek az izmok tapadnak, könnyű, pneumatizált csontváz, az emésztő és mozgásszervi elemek méretbeli rugalmassága, az egyedülálló anyagcsere, valamint a hatékony légzőszervi és keringési rendszereik, amelyek a nagy tengerszint feletti repülések során is biztosítják az anyagcsere megfelelő működését (Klaassen 1996). Az aerodinamikai elmélet és empirikus megfigyelések alapján feltételezhető, hogy hosszú távú vonuló fajok esetében ezen jellegek legtöbbje még kifinomultabb, ezáltal áramvonalasabb és költséghatékonyabb repülést biztosít, mint a rezidens fajok esetében. Ugyanakkor, ezen predikciókat ritkán tesztelték, főként filogenetikai összehasonlító vizsgálat keretében, ahol különböző madárfajok jellegeit hasonlítanak össze, kontrollálva az egyes fajok evolúciós rokonsági kapcsolataira. ***Ezért az itt bemutatott első közlemény (I) célja az volt, hogy megvizsgálja azon morfológiai karakterek széles körét, amelyeket korábban a vonulási viselkedéshez való adaptációnak tekintettek. Vizsgálatunkban emésztő-, mozgásszervi és szárny morfológiát együttesen vizsgáltunk, valamint ezen faji jellegek vonulási viselkedéssel való kapcsolatát.***

A vonuló madarak másik meglepő tulajdonsága a testük felépítésének radikális változása vonulási státuszuktól függően. A testtömegbeli növekedés a repülő

madaraknál számos hátrányt von maga után, többek között megnövekedett anyagcsere igényt, fokozott sérülési vagy predációs kockázatot, csökkent táplálékszerzési potenciált, nehezített felszállást, valamint gyengébb repülési teljesítményt (Witter és Cuthill, 1993). Ennek köszönhetően a madaraknál olyan mechanizmusok alakultak ki amelyek minimumon tartják a testtömeget például azáltal, hogy csökkentik azon szervek méretét, melyeknek ideiglenesen korlátozott a szerepük. Például, a herék nagysága 100-200-szorosan csökkenhet funkcionális méretükhöz képest a szaporodási időszakon kívül (Dawson és mtsai., 2002). Ezenkívül más szervek is magas plaszticitást mutatnak méretben, például a máj, a zúzógyomor, a belek vagy az izmok, így a lábizmok (Piersma és Lindström 1997). Ezen méretbeli változások azt szolgálják, hogy a pillanatnyilag nem használt szervek alap metabolikus kiadásait minimálisra csökkentsék, valamint minimalizálják a nem használt szervek súlyát (Piersma és mások 1999). Az ilyen szervek fenntartásának és szállításának többletköltsége, a vonulás fiziológiai stressz helyzetében, olyan erőforrás többletkiadást jelenthet, amely könnyen a tartalékok kimerülését és az állat pusztulását eredményezhetné. Ugyanakkor, nem minden szerv mutat méretbeli rugalmasságot, ezért ezek költségeit más eszközökkel kell csökkenteni, ami sokszor állandó jellegű funkcionalitásbeli kiesést is jelent. Ilyen szerv például a központi idegrendszer (Battley és mtsai., 2000). Az agy a test második legenergiaigényesebb szerve (a szív után), amely egységnyi tömegére viszonyítva tízszer több energiát fogyaszt, mint a vázizmok (Isler és van Schaik 2006, 2009). A testmérethez viszonyított nagy agyméret számos előnyt biztosít, például megnövekedett túlélési valószínűséget, új környezetekhez való alkalmazkodóképességet, innovativitást, változatos élőhelyekhez való alkalmazkodóképességet, invazivitást, szociabilitást és kognitív potenciált (pl. Sol és mtsai., 2007, 2010). Az előnyök ellenére a vonuló madarak relatív agymérete gyakran kisebb, mint a rezidens fajoké vagy a rövid távú vonulóké. Ezt a mintázatot többször is kimutatták fajok között (pl. Sol és mtsai., 2010), valamint fajon belül alfajok közötti összehasonlításban (pl. Fuchs és mtsai., 2015). Az összefüggés igen robusztusnak tűnik, és minden esetben a testtömeghez viszonyított agytömeg csökken a vonulási távolság növekedésével. Az összefüggés magyarázatára két egymást kölcsönösen nem kizáró hipotézist javasoltak. Az "energetikai csereviszony hipotézis" azt feltételezi, hogy a vonuló fajok kisebb agymérete a neurális szövetek és a vonulás magas energetikai költségei között fennálló energetikai csereviszony eredménye (Sol és mtsai., 2010). Ugyanakkor, a "viselkedési flexibilitás hipotézis" azt feltételezi, hogy a rezidens fajok nagyobb agymérete az általuk tapasztalt környezetbeli és forrásbeli szezonalitással függ össze és hogy e fajoknak jobb kognitív képességekkel kell rendelkezniük ahhoz, hogy a folyamatosan változó források kiaknázását felfedezzék, megtanulják és ezen információt tárolni tudják (Sol és mtsai. 2010). ***A tézis alapját képező második tanulmányban (II) tehát az energetikai csereviszony és a viselkedési flexibilitás hipotézisek érvényességét vizsgáltam. Tanulmányoztam a relatív agyméret vonulási távolsággal és környezeti feltételekkel való összefüggését hosszú távú vonulók és rezidens fajok esetében több mint 1400 madárfaj adatait használva fel.***

A vonuló madárfajok kisebb relatív agymérete a rezidensekhez képest lehet eredménye a teljes agytömeget érintő arányos méretbeli csökkenésnek vagy bizonyos agyi régiók aránytalanul nagy mértékű méretbeli csökkenésének egyaránt. Az agy számos funkcionálisan elkülönülő régióból áll, ezért bizonyos viselkedésformákra vagy fiziológiára ható szelekció ezen jellegek idegi szubsztrátjának szelektív bővítését vagy szűkítését idézheti elő (Barton és Harvey 2000). A madarak agyának mindhárom fő

részének (előagy, kisagy, látólebeny) funkciója fontos lehet a vonulási viselkedés szempontjából. Különböző információk a előagy magjaiban kerülnek feldolgozásra (pl. térbeli ingerek, magnetorecepció, éjszakai látás, hallás, szaglás), viszont ezen magok csupán egy töredékét teszik ki a teljes előagy térfogatának. Ezért az előagy méretét számos egyéb tényező befolyásolhatja a vonulási viselkedésen kívül. A látólebeny igen jól fejlett madaraknál (Wylie és mtsai., 2009), a bonyolult szerkezetű felső szupraventrikuláris rétegét *tectum opticum*-nak nevezik. Ez az agyi régió elsősorban retinoreciciens, de más érzékszervi információk is vetülnek ide, melyek együttesen egy topográfiai (retinotopikus) térképet alkotnak ezen agyterületen (Wylie és mtsai., 2015). A *tectum opticum* mélyebb rétegei motoros idegsejteket tartalmaznak, amelyek a gyors szem- és fejmozgásokat irányítják, különösen a szembeötlő, váratlan ingerek felé, valamint gyors vizuális diszkriminációt, térbeli pozicionálást és mozgásfeldolgozást végeznek magasabb kognitív feldolgozás igénye nélkül (Wylie és mtsai., 2009). A látólebeny ezért fontos szerepet játszhat a navigációban, különösen a vonulás során, bár e hipotézisnek még nincs empirikus alátámasztása. A kisagy jól fejlett madaraknál, szerepét tekintve a vázizmok motoros tevékenységét irányítja. Egy jól fejlettkisagy finomabb mozgásokat, magasabb mozgási precizitást, jobb koordinációt és időzítést tesz lehetővé repülés során (Kaas 2009), de kevésbé ismert, hogy ez az agyi régió fejlettebb-e vonuló, mint rezidens fajok esetében. ***Ezért a harmadik (III) bemutatott tanulmányban azt vizsgáltuk, hogy a három, fentebb említett agyi régió egyenként miként változik a madarak vonulási távolságával és közülük melyik agyi régió térfogatbeli csökkenése felelős a vonuló madárfajok kisebb agyméretéért. Vizsgálatunkban hat kontinens 61 családjához tartozó 152 madárfaj agyának felépítését vizsgáltuk egy filogenetikai összehasonlító vizsgálat keretein belül.***

A vonuló madarak szervei méretének magas flexibilitása és kisebb agymérete csupán néhány azon adaptációk közül amelyek a testtömeg és az anyagcsere-költségek csökkentését szolgálják repüléskor. Hasonló adaptációnak tekinthetjük a madarak egyedi metabolizmusát is. A hosszú távú és időtartamú repülés (pl. vonulási repülés) közben a madarak nagyon magas anyagcsere-aktivitást mutatnak, amelye a legmagasabb tömegspecifikus metabolikus rátát képviseli a gerincesek körében. Ez a metabolikus szint körülbelül kétszer olyan magasak, mint az emlősök körében valaha rögzített legmagasabb érték (Jenni-Eiermann et al 2002, Weber 2009). Az ilyen magas anyagcsere aktivitás fedezésére a vonuló madarak szinte kizárólag zsírsavakat használnak, melyek a zsírszövetekből szállítódnak a vázizmokhoz a keringés révén (Guglielmo és mások, 1998). Ez a karakter jelentős előrelépést jelent az emlősök metabolizmusához képest, melynek izommunkáját főként vércukor, izomszövetben tárolt glikogén és intramuszkuláris zsírsavak táplálják (McWilliams és mtsai., 2004), mely források limitáltak, hamar kimerülnek és időbeli korlátot szabnak az intenzív izommunkának. A lipidek megfelelő sebességű szállítása madaraknál lehetővé teszi számukra, hogy nagy intenzitású, megszakítatlan izommunkát végezzenek akár több napon keresztül. A lipidek az anyagcsere fő üzemanyagaként való felhasználásának további előnye, hogy ezek magas energiatartalmúak, ezért adott energiamennyiség tárolása esetén kisebb térfogatúak és könnyebbek, mint bármely más energiahordozó (McWilliams és mtsai., 2004). A hosszú távú vonulásra való felkészülés végett, a vonuló madarak nagy zsírtartalékokat halmoznak fel indulás előtt. Ilyenkor nagy mennyiségű táplálékot fogyasztanak és nagyon gyors ütemben halmozzák fel a kellő zsírtartalékaikat. Noha gyakran feltételezik, hogy a leghosszabb távolságokat megtevő vonuló fajok halmozzák fel a legnagyobb mennyiségű tartalék tápanyagot, az

összefüggés igazolása, főként fajok között még várat magára. Továbbá, ha a vonulási távolság hatását figyelembe is vesszük, jelentős fajok közti varianciát figyelhetünk meg a tartalék tápanyagok mennyiségében. Ezen kérdések nyilvánvaló ökológiai és természetvédelmi vonatkozásának ellenére kevésbé ismert, hogy e varianciát miként magyarázzák a különböző fajok aerodinamikai tulajdonságai (pl. a szárny morfológiája vagy a repülési stílus). **A negyedik tanulmányban (IV) tehát a különböző madárfajok tápanyagraktározási stratégiáját vizsgáltuk. Tanulmányoztuk a maximális tápanyagraktárának mértékét és hogy ez miként függ össze a fajok viselkedési (repülési stílus) és anatómiai jellegeivel (szárny morfológia, testtömeg) egy filogenetikai összehasonlító vizsgálat keretén belül.**

## 2. Anyagok és módszerek

- (I) A vonuláshoz kapcsolódó külső és belső morfológiai karakterek vizsgálatához 149 európai madárfaj adatait gyűjtöttünk össze egy adatbázisba, mely ezek vonulási távolságát és morfológiai karaktereit tartalmazta. Ezek közé tartozott a szárny morfológiája (szárnyfeszítávolság, szárnyterheltség, szárnyfelület, szárnyhegyesség-index), egyes mozgásszervek (mellizmok: *musculus pectoralis*, *m. supracoracoideus*, szív) és két emésztési szerv mérete (máj, zúzógyomor). Azt prediktáltuk, hogy a szárnyhegyesség-index és a szárnyfeszítávolság növekedni, míg a szárnyterheltség csökkenni fog a vonulási távolság növekedésével. Továbbá, a mozgásszervek méretének növekedését és a táplálkozási szervek méretének csökkenését vártuk a vonulási távolság növelésével. Többváltozós filogenetikai általánosított legkisebb négyzetek módszerével (PGLS) modelleket építettünk, amelyben kontrolláltunk az adatbázisban szereplő fajok rokonsági kapcsolataira. A vonulási távolságot függő változóként kezeltük, míg a szervméretek és a szárny morfológiáját jellemző változók kovariánsokként kerültek a modellekbe.
- (II) A két alternatív hipotézis tesztelésére, melyek a vonuló madarak rezidens fajokhoz viszonyított kisebb relatív agyméretét magyarázzák (viselkedési flexibilitás és energetikai csereviszony), agyméret, testtömeg, vonulási távolság és környezeti körülmények (téli minimum hőmérséklet, szezonális, földrajzi szélesség) adatokat gyűjtöttem 1,466 madárfaj esetében irodalmi forrásokból. Olyan PGLS modelleket építettem, amelyek figyelembe veszik a fajok közti rokonsági kapcsolatokat. Külön modelleket készítettem a rezidens és a vonuló fajokra, melyekben az agyméret környezeti változókkal vagy a vonulási távolsággal való összefüggését vizsgáltam, a két említett hipotézis tesztelése végett.
- (III) Annak vizsgálatára, hogy a végagy, látólebeny és a kisagy mérete külön-külön miként változik vonulási távolsággal, 152 madárfaj agyának szerkezetéről gyűjtöttünk adatokat. Az adatok tartalmazták a látólebeny, a végagy, a kisagy és a teljes agy méretét, valamint testtömeget és vonulási távolságot. PGLS modelleket építettünk, melyekben a fajok rokonsági kapcsolataira kontrolláltunk. A vonulás távolságot függő változóként, míg az agyi régiók méretét és a testtömeget kovariánsként használtuk.
- (IV) A különböző madárfajok által felhalmozódott tartalék tápanyag mennyiségét befolyásoló tényezők vizsgálatához filogenetikai összehasonlító vizsgálatot végeztünk. Összesen 139 európai madárfajtól gyűjtöttünk maximális tartalék tápanyagmennyiség adatokat és megvizsgáltuk, hogy a vonulási távolságuk, a

szárnyuk morfológiája és repülési stílusuk miként befolyásolják ezt. Irodalmi adatok alapján számszerűsítettük a tartalék tápanyag maximális mennyiségét, majd egy gyűrűzótáborban gyűjtött adatok felhasználásával validáltuk azt. Az egyes fajok vonulási távolságáról, szárnyuk morfológiájáról és repülési stílusukról irodalmi forrásokból gyűjtöttünk adatokat. PGLS modelleket építettünk, ahol a maximális tartaléktápanyag mennyisége függő változóként szerepelt, míg a vonulási távolság, a szárny morfológiája és a repülési stílus kovariánsként kerültek a modellekben. Akaike-féle információs kritérium alapú modellszelekciót végeztünk annak érdekében, hogy megállapítsuk mely prediktorok a legfontosabbak a tartaléktápanyag halmozásban megfigyelt fajok közti variancia magyarázatában.

### 3. Eredmények

- (I) (1) A szárnyhegyesség-index nőtt, míg a szív testtömeghez viszonyított tömege és a szárnyterheltség csökkent a vonulási távolság növekedésével. (2) Ezek az eredmények konzisztensek voltak akár a teljes fajlistán, akár csak énekesmadarakon, akár a rezidensek kizárásával végeztük az elemzéseket. A vonulási távolság összefüggése a mozgásszervek (a szív mérettől eltekintve) és az emésztőszervek méretével kevésbé volt nyilvánvaló. Ugyanakkor, e szervek jelentős méretbeli flexibilitást mutatnak pillanatnyi szerepük függvényében, emiatt a vonulási viselkedéssel való összefüggés hiánya nem tekinthető bizonyító erejűnek. (3) Összefoglalva, eredményeink olyan morfológiai adaptációk fontosságára mutatnak rá, amelyek csökkentik a vonulás során felmerülő energetikai költségeket és növelik a repülési tartományt vonuló madarak esetében.
- (II) Eredményeim rámutatnak, hogy (1) az agyméret és a vonulási távolság közötti korábban megállapított negatív korreláció erős, és általánosítható egy nagyon széles rendszertani skálára. (2) Csak a hosszú távú vonuló fajok felhasználásával kimutattam, hogy az energetikai csereviszony hipotézis támogatott, és úgy tűnik, hogy a vonulás költségei jelentősen hozzájárulnak a vonuló madárfajok agyméretére ható szelekcióhoz. Ezt támasztják alá azok az elemzések is, melyek kizárólag hosszú távú, trópusi telelőterületekkel rendelkező vonuló fajokra voltak korlátozva. (3) Rezidens fajok esetében kimutattam, hogy a téli minimum hőmérséklet erős negatív összefüggést mutat a relatív agymérettel, ami a nagyobb relatív agyméret iránti szelekciót jelzi szélsőséges környezetben. Összehasonlításképpen a telelőterület földrajzi szélessége és a környezet szezonális változása jóval gyengébb összefüggést mutatott a rezidens fajok relatív agyméretével. Ezek az eredmények együttesen szemléltetik, hogy mindkét fentebb említett hipotézis támogatott, és e két feltételezett szelekciós erő a vonulási viselkedés skálájának két ellenkező végpontján hat.
- (III) (1) A teljes agyméret csökken a vonulási távolsággal, és e csökkenés a előagy méretének nagy mértékű csökkenésével magyarázható. (2) Ezzel ellentétben a látólebeny mérete pozitívan korrelál a vonulási távolsággal, míg (3) a kisagy mérete nem változik a vonulási távolsággal. Eredményeink azt sugallják, hogy az idegi szövetek magas energiaigényének minimalizálása a végagy méreteinek csökkentésével érhető el vonuló fajok esetében. Eredményeink ugyanakkor rámutatnak arra, hogy a látólebeny fontos szerepet játszik a vonuló fajok

esetében, valószínűleg a látásélesség, a vizuális információk feldolgozása vagy a környezeti ingerek retinotopikus térkép információi révén.

- (IV) (1) A maximálisan felhalmozott tartalék tápanyag mennyisége erőteljesen nő a vonulási távolság hosszával fajok között. Továbbá (2), a magas szárnyhegyesség-indexű fajok kevesebb tartalék tápanyagot halmoznak, míg a szárnyterheltség és a repülési stílus kevés varianciát magyaráznak az egyes fajok tartalék tápanyag mennyiségében. Eredményeink azt sugallják, hogy a tartalék tápanyag mennyiségét a vonulási távolság hossza és egy adott faj repülés energetikája határozza meg.

#### 4. Következtetések

A vonulás a madarak energetikailag egyik legigényesebb és legveszélyesebb tevékenysége, amely kivételesen magas mortalitási rátával és ennek megfelelően erős természetes szelekcióval társul. Munkánk során olyan adaptációk feltárására koncentráltunk, amelyek a vonulási viselkedés költségeinek csökkentését szolgálják és a madarak sokszor elképesztő vonulási repüléseit teszik lehetővé, valamint azt, hogy ezen adaptációk miként viszonyulnak a madarak evolúciós törzsfájához és egyéb életmeneti aspektusaihoz. Az itt bemutatott négy tanulmány keretében a madarakban a vonuló viselkedéséhez való kulcsfontosságú energetikai, anatómiai és viselkedésbeli adaptációit tártuk fel.

Kimutattuk, hogy a hosszú távú vonuló fajok esetében a magas energia-igényű szervek költsége, látszólag azok méretbeli csökkenésével minimalizálódik. A szív (I) és az agy (II, III) a test első és második legenergiaigényesebb szerve jelentős méretbeli csökkenést szenved a vonulási távolság növekedésével. Tekintve, hogy ezen összefüggések megmaradnak akkor is, ha énekesmadarakra korlátozzuk az elemzéseket - egy olyan taxonómiai csoportra, amely tagjai nagyon hasonló repülési stílussal rendelkeznek - feltételezhető, hogy az összefüggés természete energetikai csereviszony, és nem a fajok eltérő energiaigényű repülésének köszönhető. Ezenfelül, eredményeink azt mutatják, hogy a repülés két legfontosabb izomkötege (*m. pectoralis*, *m. supracoracoideus*) és egyes emésztőszervek mérete (zúzógyomor, máj) mérete nem mutat összefüggést a vonulási távolsággal (I.). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy egyéb tényezők és nem feltétlenül a vonulási viselkedés alakítja ki a szervek és izmok méretének fajok közti varianciáját. Például a repülés stílusa fontos szerepet játszhat a mozgás- és anyagcsere-szervek morfológiájának kialakításában, tekintettel annak fontosságára a repülési költségek, energetika és sebesség kialakításában. Mindazonáltal további vizsgálatokra van szükség a szervméretek időbeli és méretbeli flexibilitásának tanulmányozására, ennek fajok közti különbségének és vonulási viselkedéssel való összefüggésének megállapítására. Ezen ismeretek hiányában nem lehet végső következtetést levonni a szervméretek vonulási viselkedéssel való összefüggéséről.

Az agyméret vonulással való kapcsolata esetén egy jóval egyértelműbb mintázat mutatkozik meg. Az agy mérete, sok más szervvel ellentétben nem flexibilis miután az egyed eléri a kifejlett kort (Battley és mtsai., 2000). Eredményeim azt mutatják, hogy a testtömeghez viszonyított relatív agyméret kisebb a vonulóknál, mint rezidenseknél, egy igen széles rendszertani skálán (II), és ez a kapcsolat valószínűsíthetően több tényezőre vezethető vissza. Először is, úgy tűnik, hogy a vonulók kisebb agymérete részben a vonulási repülés magas energetikai költsége és az idegszövetek magas anyagcsere igénye közötti energetikai csereviszony eredménye. Ezt a relatív agyméret és a vonulási távolság közötti negatív korreláció mutatja a hasonló, trópusi telelő

területű, hosszú távú vonuló fajok esetében. Ez alapján valószínűsíthető, hogy a vonuló madaraknál a kisebb relatív agyméret iránt erős a szelekció, tekintve, hogy a távrepülések során a nagy agytömeg energetikai költségei a források idő előtti kimerüléséhez és mortalitáshoz vezethet. Ezzel ellentétben, úgy tűnik, hogy a rezidens fajok esetében a szelekció a nagyobb agyméretet részesíti előnyben. Szélsőséges környezeti feltételeket, különösen alacsony téli minimum hőmérsékleteket elszenvedő fajok esetében nagy relatív agyméretet figyeltünk meg. Ez azt sugallja, hogy az agyméret evolúcióját főként a környezet szélsőségessége, az alacsony környezeti hőmérsékletek, a források elérhetőségének ingadozása, a magas hótakaró és / vagy a naphossz csökkenése és nem csupán a környezet szezonális jellege befolyásolja (Roth és Pravosudov 2009). Eredményeink arra is rámutatnak, hogy a vonulási távolság növekedésével a különböző agyi régiók térfogata aránytalan mértékben változik **(III)**. A teljes agyméret csökkenése hosszú távú vonulók esetében elsősorban a előagy méretének csökkenésével érhető el. A magasabb kognitív folyamatok központja, és méretbeli csökkenése várhatóan kognitív potenciáljuk csökkenésével is jár a vonuló fajoknál. Ugyanakkor a látólebeny térfogata növekedett a vonulási távolsággal, ami arra utal, hogy a hosszú távú vonuló fajok esetében ez az agyi régió kiemelkedő fontossággal bír.

Korábbi tanulmányok (pl. Battley és mtsai. 2000) és az itt prezentált kutatások **(I-IV)** együttesen jól illusztrálják a súlycsökkentés fontosságát a vonulási repülés során. A testtömeg csökkenéséért azonban sokszor igen magas árat fizetnek a madarak, például agytömegük **(II)**, különösen a végagyuk méretének csökkentését **(III)**, mely várhatóan egy fontos fitness komponens, a kognitív potenciál romlását vonja maga után. A vonulás előtt álló madarak tehát egész hasonlóan működnek, mint a repülőgépek repülés tervezése: a szállított súlyt igyekeznek minimalizálni, ezáltal csökkentik a repülés költségét és az elégetett üzemanyag mennyiségét is. Eredményeink arra is rámutatnak, hogy a tárolt tartalék tápanyag mennyisége jelentősen növekszik a vonulási távolság hosszával, és a várható repülés energiaigényével **(IV)**. Ezenkívül a tartalék tápanyag mennyisége a szárny morfológiájához is illeszkednek, a magas szárnyhegyesség-indexű fajok kevesebb tápanyagot halmoztak vonulásuk előtt, mint az alacsony szárnyhegyesség-indexű fajok. Ez utóbbi eredmény a repüléshez szükséges energiaigényből eredhet, amely a magasabb szárnyhegyesség-index esetén alacsonyabb (Norberg 2012).

Napjainkban nyilvánvaló, hogy a vonuló fajok, emlősök, madarak, halak és gerinctelenek gyakran csökkenő populációs trendeket mutatnak (Wilcove és Wikelski 2008). Vonuló fajok körében a hosszú távú vonulók mutatják a legmeredekebben csökkenő trendeket (Morrison és mtsai., 2013). Egyre sürgetőbb tehát, hogy megismerjük és megértsük az állatok vonulási magatartását, nem csak tudományos, hanem a biológiai sokféleség megőrzésének szempontjából is. E lenyűgöző viselkedésforma a jobb megértése remélhetőleg hozzásegít majd bennünket, hogy a fajokat figyelemmel kísérjük és lehetőleg megmentsük őket a kipusztulástól.

## 5. Köszönetnyilvánítás

Hálával tartozom témavezetőimnek, Dr. Barta Zoltánnak és Dr. Pap Péter Lászlónak a tanulmányaim során nyújtott segítségükért és támogatásukért. Köszönöm Prof. Székely Tamásnak, Dr. Vágási Csongornak, Osváth Gergelynek, Prof. Anders Pape Møllernek, Dr. Kosztolányi Andrásnak az együttműködésüket és útmutatásukat. Köszönöm Gareth Dykenak a nyelvi korrektúrákat és Németh Zoltánnak a hasznos szakmai tanácsokat.



Hálás vagyok a Evolúciós Ökológia Csoport (Babeş-Bolyai Tudományegyetem) és a Viselkedésökológiai Kutatócsoport (Debreceni Egyetem) tagjainak a motiváló munkakörnyezetért, támogatásukért és segítségükért. Munkámat támogatta két Magyar Állami Eötvös Ösztöndíj (MÁEÖ2016\_15 / 76740, MÁEÖ2017\_16 / 156845), három Campus Hungary ösztöndíj (B2 / 1F / 16380, B2 / 1SZ / 8361, B2 / 1CS / 6668), egy Campus Mundi ösztöndíj (CMP-69-2 / 2016), két tudományos és technológiai együttműködési pályázat (TÉT\_12\_RO-1-2013-0008, K-TÉT\_15-1-2016-0044), egy doktorjelölti ösztöndíj (TÁMOP-4.2.2B-15/1 / KONV-2015-0001), a Nemzeti Tehetségprogram (NTP-EFÖ-P-15-0043), a TÁMOP-4.2.4.A / 2-11 / 1-2012 Nemzeti Kiválóság Program és Lendvai Ádám OTKA projektje # K113108. Kutatásaimat az MTA-DE "Lendület" Viselkedésökológiai Kutatócsoport mindvégig támogatta. Köszönöm Colin Palmernek és a Ginko Alapítványnak a tanulmányaim végén nyújtott támogatást.

# Morphological adaptations to migration in birds

## 1. Introduction and objectives

Migration is the active directional movement of animals over relatively long-distances, occurring annually, usually on a seasonal basis, triggered by climate or resource fluctuations and involves a relatively synchronous movement of animals over space (Rappole 2013). Migratory behaviour is widespread across all animals, nonetheless among birds a disproportionately high number of species are currently considered migratory (Kirby et al. 2008). Avian migration poses numerous questions regarding the origin, cost and benefits of this behaviour, as well as the physiological and morphological adaptations that make these fascinating journeys possible. Understanding avian migration has strong implications for biodiversity conservation, public health and global environmental change.

Long-distance migration is one of the most extreme physiological stresses that birds encounter during their lifetimes (Weber 2009). This is also reflected by their mortality rate, that is higher during migration than during any other period of the year, as well as by the decreased probability of survival with the increasing length of migratory journey undertaken (Somveille et al. 2015). It is therefore apparent, that migratory behaviour has considerable physiological costs, that must be counterbalanced by the benefits of exploiting seasonally fluctuating resources. To minimise the costs multiple physiological, as well as external and internal morphological adaptations had been suggested to be present in birds, serving the purpose of efficient resource utilisation and enabling birds to perform the most extreme migratory journeys ever recorded in the animal kingdom (Newton 2010). Most important amongst these adaptations is their ability to fly, a character that helps birds to overcome predation pressure, geographic barriers and perform highly cost- and time-efficient locomotion. Flight ability is granted by a number of key adaptations, such as powerful flight muscles, increased bone surfaces where these muscles are attached, light, pneumatized skeletons, flexibility in the size of digestive and exercise organs, unique metabolism, as well as efficient respiratory and circulatory systems, that ensure metabolic needs even when flying at high altitudes (Klaassen 1996). Based on aerodynamic theory and empirical observations, it was suggested that most of these characters exhibit distinct morphologies in long-distance migrants compared to residents, granting a more streamlined morphology in the former. Nonetheless, these predictions have rarely been tested, especially in a comparative framework, where multiple species are compared while phylogenetic non-independence of species is taken into account. ***Therefore, the goal of the first study (I) presented here was to explore a wide range of morphological characters previously suggested to be linked to migratory behaviour, including exercise and digestive organ sizes, as well as wing morphology side by side while also controlling for phylogenetic effects.***

Another astonishing aspect of migrating birds is the dramatic change in their body composition depending on their migratory status. Increased body mass in flying birds has a wide range of disadvantages ranging from elevated metabolic expenditure to increased risk of injury or predation, impaired foraging and take-off ability, as well as impaired flight performance (Witter & Cuthill 1993). Therefore, birds aim to keep their body mass at minimum by means of decreasing the size of those organs that

temporarily have limited benefits. For instance, testes size can be regressed 100 to 200-fold, compared to their fully functional size at the peak of the breeding season (Dawson et al. 2002). Moreover, other organs exhibit high plasticity as well, such as the liver, gizzard, intestines, stomach or muscles, such as leg muscles (Piersma & Lindström 1997). These changes serve the purpose of minimising basal metabolic expenditure of unused organs and also minimising weight to be carried during flight (Piersma et al. 1999). Paying extra costs of sustaining and carrying these organs, during the already stressful migratory flight would otherwise drain resources prematurely and could easily lead to fatalities. Nonetheless, some organs are not flexible in size, therefore their costs have to be mitigated by other means, also resulting in permanent loss of functionality. Such an organ is the central nervous system (Battley et al. 2000). The brain is the second most energetically expensive organ of the body (after the heart), consuming up to ten times more energy per unit mass than skeletal muscles (Isler & van Schaik 2006, 2009). Benefits of a large brain relative to the body has various advantages, including increased survival probability, adaptability to novel environments, innovation propensity, variability of habitats occupied, invasiveness, sociability and cognitive potential (e.g. Sol et al. 2007, 2010). Despite these advantages, brain size of migratory birds often have smaller relative brains than residents or short-distance migrants. This association has repeatedly been demonstrated at the species level (e.g. Sol et al. 2010), as well as at the subspecies level in birds (e.g. Fuchs et al. 2015). The correlation is very robust, and in all cases, brain weight relative to body mass decreases with increasing migration distance. Two mutually non-exclusive hypotheses had been proposed to explain this association. On the one hand, the ‘energetic trade-off hypothesis’ claims that migratory species were selected to have smaller brains because of the interplay between neural tissue volume and migratory flight (Sol et al. 2010). In contrast, the ‘behavioural flexibility hypothesis’ argues that resident species are selected to have higher cognitive capacities, and therefore larger brains, to enable survival in harsh winters, or to deal with environmental seasonality (Sol et al. 2010). ***Therefore, the second study (II) included in this thesis explores the validity and settings of the energetic trade-off and the behavioural flexibility hypotheses, using brain size, migration distance and environmental conditions of over 1,400 species of birds.***

Smaller relative brain size in migratory species compared to residents might be the result of a similar magnitude change in all brain regions or of a disproportionate decrease in the size of particular brain regions. Brains are composed of numerous functionally distinct regions and therefore selection might cause selective enlargement or reduction of neural substrates linked to particular behaviours or physiologies (Barton & Harvey 2000). The function of all three main brain divisions of the avian brain (i.e., telencephalon, cerebellum, optic lobe) might be relevant to migratory behaviour. Diverse information important for migration are projected and processed in nuclei of the telencephalon (e.g. spatial cues, magnetoreception, night vision, audition, olfaction), but these nuclei represent only a fraction of the entire telencephalon, therefore its size might vary in response to a range of factors other than migration. The optic lobe is part of the mid-brain and is well developed in birds (Wylie et al. 2009). The highly elaborated, multi-layer supraventricular part of the optic lobe is called the optic tectum. This surface area is mainly retinorecipient, but it also receives other sensory information, which together form a topographic (retinotopic) map in this brain region (Wylie et al. 2015). Deeper layers of the optic tectum contain motoric neurons,

that aid quick eye and head movements, especially toward salient environmental stimuli, help visual discrimination, spatial positioning and motion processing without the need of higher cognitive processing (Wylie et al. 2009). The optic lobe might therefore play an important role in navigation, especially during migration, although such an association lacks evidence. The third main brain region, the cerebellum is well developed in birds and serves as motoric control to skeletal muscles. A well-developed cerebellum would imply fine motor dexterity, higher motion precision, better coordination and timing during flight (Kaas 2009). How these three specific brain regions relate to migration distance was little known. ***Therefore, in the third study (III) we explored the relationship between migration distance and relative size of the telencephalon, optic lobe and cerebellum compared to body mass using 152 bird species, belonging to 61 avian families from six continents. We performed a phylogenetic comparative study in order to test how brain regions listed above covary with migration distance and to explore whether the brain size reduction in migrant compared to resident birds implies a uniform or non-uniform size reduction of these brain components.***

Seasonal organ size adjustment and inherently smaller brain size are just some of birds' major strategies to reduce the weight to be carried and metabolic expenditure during flight. An additional adaptation regards their metabolic pathway itself. Birds during endurance flights, such as migratory flights, function at a very high metabolic rate, using the highest ever recorded mass-specific energy requirements among vertebrates, about twice as high as the maximum level ever recorded for exercising mammals (Jenni-Eiermann et al. 2002, Weber 2009). To cover such high metabolic expenditures, migratory birds use almost exclusively fatty acids, derived straight from adipose tissue to the working muscles by the circulatory system (Guglielmo et al. 1998). This character is a significant innovation compared to mammals, whose muscle work is mainly fuelled by blood glucose, muscle glycogen and intramuscular fatty acids during sustained and intense exercise (McWilliams et al. 2004) and grants birds the ability to sustain high intensity exercise uninterruptedly for days. The benefit of using lipids as the core fuel is that they are rich in energy, therefore they are small in volume and are light to carry (McWilliams et al. 2004). Hence, to fuel their long-distance flights migratory birds accumulate large fat reserves prior to departure. The process is named pre-migratory fattening, during which birds consume food in excess and accumulate fat at very fast rates. While it is often assumed that species that migrate over the longest distances accumulate the largest amounts of fat or fuel, comparative evidence to corroborate this correlation is scarce. Although considerable cross-species variance in fuel load is seen after controlling for migration distance, it remains unclear how this can be explained by the aerodynamic attributes (i.e. wing morphology and flight style) of different birds, despite obvious ecological and conservation implications. ***Therefore, here we performed a study (IV) on maximum fuel store sizes across birds and explored what behavioural (flight style) or anatomical components (wing morphology, body mass) explain variation in fuel load across species.***

## 2. Materials and methods

- (I) In order to investigate internal and external morphological characters associated with migration we assembled a unique dataset of 149 European bird species, comprising their migration distance and a range of morphological characters.

These included wing morphology (wingspan, wing loading, wing area, wing aspect ratio), exercise organ sizes (pectoral muscle, supracoracoid muscle, heart) and digestive organ sizes (liver, gizzard). We predicted that wing aspect ratio and wingspan will increase, while wing loading will decrease with increasing migration distance. Moreover, we predicted an increase in the size of exercise organs and a decrease in the size of nutritional organs with increasing migration distance. We built multivariate phylogenetic generalised least squares (PGLS) models, incorporating the evolutionary history of the species represented in the dataset. We used migration distance as a dependent variable and organ sizes, wing morphology as covariates.

- (II) To test the two alternative hypotheses suggested to explain the smaller relative brain size in migratory than in resident species (i.e. the *energetic trade-off* and the *behavioural flexibility hypotheses*), I collected data on brain size, body mass, migration distance, wintering minimum temperatures, seasonality and wintering latitudes of 1,466 bird species from literature resources. I constructed PGLS models incorporating phylogenetic relatedness across species. I built separate models for resident and migratory species, including environmental variables or migration distance respectively to test the two hypotheses mentioned above.
- (III) To investigate how the size of the telencephalon, optic tectum and cerebellum covaries with migration distance, here we collected data from literature on brain region sizes of 152 bird species, belonging to 61 avian families from six continents. Data covered optic lobe, telencephalon, cerebellum and whole brain size, body mass and migration distance. We built PGLS models and controlled for common descent. We used migration distance as a dependent variable, brain region sizes and body mass as covariates. Using the results, we aimed to infer the relative importance of the three main brain regions for migratory species in contrast to residents.
- (IV) In order to test what factors influence the amount of fuel accumulated by various species of birds, we conducted a phylogenetic comparative study. We collected maximum fuel load data from 139 European bird species and investigated how migration distance, wing morphology and flight style influenced maximum fuel load across birds. We quantified fuel load based on literature data and validated this measure using condition indexes calculated based on migrant birds captured at a bird ringing station. We collected data on migration distance, wing morphology and flight style of these species. We built PGLS models where fuel load was used as a dependent variable, while migration distance, wing morphology and flight style were included as covariates. We used information theory based model selection to evaluate the importance of these predictors in explaining variation.

### 3. Results

- (I) (1) Aspect ratio increased, while relative heart weight and wing loading decreased with increasing migration distance. (2) These results were robust to whether the analyses were based on the entire species pool or limited to passerines or to a species pool excluding residents. The association between migration distance and exercise (except of heart size) or nutritional organ sizes was less clear. Nonetheless, we warn against clear conclusions on the lack of

association between organ sizes and migration distance, due to the methodological difficulty to measure these organs given their high flexibility in size over the year or according to their current workload. (3) Taken together, these results point toward the importance of morphological adaptations that reduce the energetic expenditure during migratory flight and increase flight range in migratory birds.

- (II) My results indicate that (1) the previously established negative correlation between brain size and migration distance is strong and can be generalised to a species pool of very wide taxonomic coverage. (2) Using only long-distance migratory species, I demonstrate that the energetic trade-off hypothesis is supported and appears to be a major contributor to brain size evolution among migratory species. This is also supported by analyses restricted to long-distance migratory species with tropical wintering areas. (3) Using the only resident species I demonstrate that winter minimum temperature negatively correlates with relative brain size, indicating a selection for larger relative brain size in harsh environments. In comparison, wintering latitude or seasonality appeared to be weaker predictors of relative brain size. Together, these results illustrate that both of the above mentioned hypotheses are supported, and these two selective forces are likely to act on two different ends of the migration distance spectrum.
- (III) Our results indicate that (1) total brain size decreases with migration distance in our sample of species and this reduction is accounted for by reduction in telencephalon size. (2) On the contrary, the size of the optic lobe increased with increasing migration distance, and (3) the size of cerebellum does not change with the length of the migratory journey. These results together indicate that energetic needs of neural tissues can be largely subsidised by reduction in the telencephalon size. On the other hand, the optic lobe appears to play a more significant role in migrants than in residents, probably due to the higher significance of visual acuity, visual information processing or the retinotopic map information of various environmental stimuli in migratory birds.
- (IV) Our results indicate that (1) maximum fuel load strongly increases with the length of migratory journey across species. Additionally, we showed (2) that species with high wing aspect ratio accumulate less fuel, while (3) wing loading and flight style have little predictive power for maximum fuel load across birds. These results indicate that fuel load is determined by the length of migratory distance and the flight energy-efficiency of a given species.

## 4. Conclusions

Migration is the most energetically demanding and hazardous activities of birds, that is often associated with extreme mortality rates and periods of strong natural selection. Our work concentrated on exploring some adaptations that might serve as the function of reducing migratory costs, enable long-spell flights, and how these adaptations relate to phylogeny and other aspects of life history across birds. Within the framework of the four studies presented here, we revealed key energetic, anatomical and behavioural adaptations to migratory behaviour in birds.

Importantly, we demonstrated that energetically expensive organs mostly decrease in size with increasing migration distance. Both heart, the most expensive organ of the body (I) and brain size (II, III), the second most expensive organ of the

body significantly decrease in size with increasing migration distance. Given that the association also holds for passerines alone, a group of birds exhibiting highly similar flight styles, it can be assumed that the nature of this association is probably an energetic trade-off and is not a by-product of variation in flight style or flight energetics across species. Moreover, our results indicate that the two most important muscle bundles for flight, the pectoral and supracoracoid shows no association with migration distance (**I**). Similarly, organ sizes, such as the gizzard and the liver were unrelated to the length of migratory journey undertaken by different species. These results indicate that factors other than migration influence organ and muscle size evolution across species. For instance, flight style might be an important determinant of exercise and metabolic organs, given its importance in determining flight costs, energetics and speed. Nonetheless, further studies are needed to clarify the extent and dynamics of strategic size adjustment in exercise and digestive organs prior to migratory departure. Without such knowledge, no definitive conclusion can be drawn regarding organ size evolution in function of migration distance.

A clearer pattern emerges in the case of brain size, a highly expensive organ that is not flexible in size once birds reach adult age (Battley et al. 2000). My results demonstrate that relative brain size is smaller in migrants than in residents on a wide taxonomic scale (**II**) and that this relationship is most likely of multiple origins. First, the smaller brain size in migrants is partly the result of a trade-off between the energetic expenses of migratory flight and that of sustaining the high metabolic needs of neural tissue masses. This is suggested by the negative association between relative brain size and migration distance in long-distance migrants with similar wintering latitudes. It is likely that a major directional selection occurs for smaller relative brain size in migratory birds, potentially by means of premature energy depletion during long flight spells, leading to fatalities in larger brained individuals. On the contrary, in resident species another factor contributes to the increase in relative brain size. My results illustrate that environmental conditions, especially low winter minimum temperatures, assumed to reflect environmental harshness, represent conditions under which large relative brain size are favoured by natural selection. The results also point out, that it is more likely that environmental severity reflected by low ambient temperatures, unavailability of usual food resources, high snow cover, and/or reduced day length (Roth & Pravosudov 2009), rather than the seasonal nature of the environment is the strongest selective force on relative brain size evolution across resident birds. Our results also point out that the change in the size of different brain regions with migration distance is non-uniform (**III**). Reduction of whole brain size with increasing migration distance is mostly accounted for by reduction in the size of the telencephalon, the centre of higher cognitive processes and arguably results in lowered cognitive potential in long-distance migratory species. On the other hand, optic lobe size increased with migration distance, indicating the importance of the latter for long-distance migratory species.

Earlier studies (e.g. Battley et al. 2000) and our works (**I-IV**) both finely illustrate the importance of weight reduction during the migratory flight. Decrease in body mass is, however, achieved at high prices, such as reduction in brain size (**II**), especially telencephalon size (**III**) and therefore arguable loss of a highly important fitness component: cognitive potential. Birds therefore appear to have highly similar flight planning to aircrafts, aiming to reduce weight by reducing carried load, consequently lowering the energy requirements of flight and reducing fuel amounts.

Our results indicate that fuel stores strongly increased with the geographic distance covered during migratory flight, and therefore the total expected energy expenditure of given species of birds (IV). Moreover, fuel stores are also adjusted to fit wing morphology, specifically species with high wing aspect ratio accumulate less fuel prior their migratory departure, than species with low wing aspect ratio. The latter result arguably originates from the power required of flight, that strongly depends on flight style and wing morphology (Norberg 2012)

Nowadays it is apparent that migratory species, including mammals, birds, fish and invertebrates often exhibit large-scale population declines (Wilcove & Wikelski 2008). Even among migrants, long-distance travellers show the steepest recent population declines (Morrison et al. 2013). It is therefore of pressing need to understand diverse aspects of the migratory behaviour of animals, not just from scientific, but also from biodiversity conservation perspectives. A better understanding of this fascinating behaviour will hopefully aid us in monitoring and saving species on the way of disappearance.

### Acknowledgements

I am grateful to my supervisors, Dr. Zoltán Barta and Dr. Péter László Pap for their help and support during my studies. I thank Prof. Tamás Székely, Dr. Csongor I. Vágási, Gergely Osváth, Prof. Anders Pape Møller, Dr. András Kosztolányi for their collaboration and guidance. Gareth Dyke kindly provided editorial help and Zoltán Németh provided helpful feedback on some of my work. I thank the members of the Evolutionary Ecology Group (Babeş-Bolyai University) and of the Behavioral Ecology Research Group (University of Debrecen) for the motivating environment and the support. I received financial support from two Hungarian Eötvös Scholarships, awarded by the Tempus Public Foundation (MÁEÖ2016\_15/76740, MÁEÖ2017\_16/156845), three Campus Hungary scholarships (B2/1F/16380; B2/1SZ/8361; B2/1CS/6668), a Campus Mundi scholarship (CMP-69-2/2016), two Scientific and Technological Cooperation grants (TÉT\_12\_RO-1-2013-0008, K-TÉT\_15-1-2016-0044), a PhD candidate scholarship of the Social Renewal Operational Program (TÁMOP-4.2.2B-15/1/KONV-2015-0001), the National Talent Program (NTP-EFÖ-P-15-0043), the TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 'National Excellence Program', sponsored by the European Union and the State of Hungary, co-financed by the European Social Fund (TÁMOP 4.2.4. A/2-11-1-2012-0001), and by the Hungarian Research Fund OTKA #K113108 to Ádám Z. Lendvai. My research was supported by the MTA-DE "Lendület" Behavioural Ecology Research Group throughout my studies. I thank Colin Palmer and Ginko Foundation for the support received at the end of my studies.

### Irodalomjegyzék / References

- Battley, P. F., Piersma, T., Dietz, M. W., Tang, S., Dekinga, A., & Hulsman, K. (2000). Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1439), 191–195.
- Barton, R. A., & Harvey, P. H. (2000). Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405(6790), 1055–1058.
- Dawson, A., Talbot, R. T., Dunn, I. C., & Sharp, P. J. (2002). Changes in basal hypothalamic Chicken Gonadotropin-Releasing Hormone-I and Vasoactive



- Intestinal Polypeptide Associated with a Photo-Induced Cycle in Gonadal Maturation and Prolactin Secretion in Intact and Thyroidectomized Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of neuroendocrinology*, 14(7), 533–539.
- Fuchs, R., Bingman, V. P., Ross, J. D., & Bernroider, G. (2015). Brain contrasts between migratory and nonmigratory North American lark sparrows (*Chondestes grammacus*). *Neuroreport*, 26(17), 1011–1016.
- Guglielmo, C. G., Haunerland, N. H., & Williams, T. D. (1998). Fatty acid binding protein, a major protein in the flight muscle of migrating western sandpipers. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 119(3), 549–555.
- Isler, K., & van Schaik, C. (2006). Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), 228–243.
- Isler, K., & van Schaik, C. P. (2009). The expensive brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 392–400.
- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., Kvist, A., Lindström, Å., Piersma, T., & Visser, G. H. (2002). Fuel use and metabolic response to endurance exercise: a wind tunnel study of a long-distance migrant shorebird. *Journal of Experimental Biology*, 205(16), 2453–2460.
- Kaas, J. H. (2009). *Evolutionary neuroscience*. Academic Press, San Diego.
- Kirby, J. S., Stattersfield, A. J., Butchart, S. H., Evans, M. I., Grimmett, R. F., Jones, V. R., O'Sullivan, J., Tucker, J. M., & Newton, I. (2008). Key conservation issues for migratory land-and waterbird species on the world's major flyways. *Bird Conservation International*, 18(S1), S49–S73.
- Klaassen, M. (1996). Metabolic constraints on long-distance migration in birds. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 57–64.
- McWilliams, S. R., Guglielmo, C., Pierce, B., & Klaassen, M. (2004). Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology*, 35(5), 377–393.
- Morrison, C. A., Robinson, R. A., Clark, J. A., Risely, K., & Gill, J. A. (2013). Recent population declines in Afro-Palaearctic migratory birds: the influence of breeding and non-breeding seasons. *Diversity and Distributions*, 19(8), 1051–1058.
- Newton, I. (2010). *The migration ecology of birds*. Academic Press.
- Norberg, U. M. (2012). *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution* (Vol. 27). Springer Science & Business Media.
- Piersma, T., Gudmundsson, G. A., & Lilliendahl, K. (1999). Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and biochemical Zoology*, 72(4), 405–415.
- Piersma, T., & Lindström, Å. (1997). Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(4), 134–138.
- Rappole, J. (2013). *The avian migrant: the biology of bird migration*. Columbia University Press.
- Roth, T. C., & Pravosudov, V. V. (2009). Hippocampal volumes and neuron numbers increase along a gradient of environmental harshness: a large-scale comparison.

- Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 276(1656), 401–405.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., & Lefebvre, L. (2007). Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1611), 763–769.
- Sol, D., Garcia, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., & Székely, T. (2010). Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS One*, 5(3), e9617.
- Somveille, M., Rodrigues, A. S., & Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 664–674.
- Weber, J. M. (2009). The physiology of long-distance migration: extending the limits of endurance metabolism. *Journal of Experimental Biology*, 212(5), 593–597.
- Wilcove, D. S., & Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: is animal migration disappearing. *PLoS Biol*, 6(7), e188.
- Witter, M. S., Cuthill, I. C. (1993). The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 340(1291), 73–92.
- Wylie, D. R., Gutierrez-Ibanez, C., Pakan, J. M., & Iwaniuk, A. N. (2009). The optic tectum of birds: mapping our way to understanding visual processing. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue canadienne de psychologie expérimentale*, 63(4), 328–338.
- Wylie, D. R., Gutiérrez-Ibáñez, C., & Iwaniuk, A. N. (2015). Integrating brain, behavior, and phylogeny to understand the evolution of sensory systems in birds. *Frontiers in neuroscience*, 9, 281.

## Az értekezés alapjául szolgáló referált közlemények

### Publications in peer-reviewed journals related to the thesis

- I** Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Osváth, G., Erritzøe, J., & Møller, A. P. (2016). Morphological Adaptations to Migration in Birds. *Evolutionary Biology*, 43(1), 48-59.
- II** Vincze, O. (2016). Light enough to travel or wise enough to stay? Brain size evolution and migratory behavior in birds. *Evolution*, 70(9), 2123-2133.
- III** Vincze, O., Vágási, C. I., Pap, P. L., Osváth, G., & Møller, A. P. (2015). Brain regions associated with visual cues are important for bird migration. *Biology letters*, 11(11), 20150678.
- IV Manuscript** Vincze, O., Vágási, C. I., Pap, P. L., Palmer, C., Dyke, G., & Møller, A. P. – Migration distance and wing morphology predict accumulated fuel load in birds.



Registry number: DEENK/237/2017.PL  
Subject: PhD Publikációs Lista

Candidate: Orsolya Vincze

Neptun ID: CQTLX5

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10043490

### List of publications related to the dissertation

#### Foreign language scientific articles in international journals (3)

1. **Vincze, O.**: Light enough to travel or wise enough to stay?: Brain size evolution and migratory behavior in birds.  
*Evolution*. 70 (9), 2123-2133, 2016. ISSN: 0014-3820.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/evo.13012>  
IF: 4.201
2. Vágási, C. I., Pap, P. L., **Vincze, O.**, Osváth, G., Erritzøe, J., Møller, A. P.: Morphological adaptations to migration in birds.  
*Evol Biol*. 43 (1), 48-59, 2016. ISSN: 0071-3260.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-015-9349-0>  
IF: 2.084
3. **Vincze, O.**, Vágási, C. I., Pap, P. L., Osváth, G., Møller, A. P.: Brain regions associated with visual cues are important for bird migration.  
*Biol. Lett.* 11, 20150678-1 - 20150678-4, 2015. ISSN: 1744-9561.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678>  
IF: 2.823





### List of other publications

#### Hungarian scientific articles in Hungarian journals (1)

4. Vágási, C. I., **Vincze, O.**, Pap, P. L., Barta, Z.: Oxidatív stressz és öregedés madaraknál.  
*Magyar Tud.* 176 (5), 608-615, 2015. ISSN: 0025-0325.

#### Foreign language scientific articles in international journals (13)

5. Pap, P. L., **Vincze, O.**, Wekerle, B., Daubner, T., Vágási, C. I., Nudds, R. L., Dyke, G. J., Osváth, G.: A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat.  
*Funct. Ecol.* 31 (6), 1241-1251, 2017. ISSN: 0269-8463.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12820>  
IF: 5.63 (2016)
6. **Vincze, O.**, Kosztolányi, A., Barta, Z., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J. A., Argüelles Ticó, A., Burns, F., Cavitt, J., Conway, W. C., Cruz-López, M., Desucre-Medrano, A. E., Dos Remedios, N., Figuerola, J., Galindo-Espinosa, D., García-Peña, G. E., Gómez Del, A. S., Gratto-Trevor, C., Jönsson, P., Lloyd, P., Montalvo, T., Parra, J. E., Pruner, R., Que, P., Liu, Y., Saalfeld, S. T., Schulz, R., Serra, L., St Clair, J. J. H., Stenzel, L. E., Weston, M. A., Yasué, M., Zefania, S., Székely, T.: Parental cooperation in a changing climate: fluctuating environments predict shifts in care division.  
*Glob. Ecol. Biogeogr.* 26 (3), 347-358, 2017. ISSN: 1466-822X.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12540>  
IF: 6.045 (2016)
7. Vágási, C. I., **Vincze, O.**, Pătraș, L., Osváth, G., Marton, A., Bărbos, L., Sol, D., Pap, P. L.: Large-brained birds suffer less oxidative damage.  
*J. Evol. Biol.* 29, 1968-1976, 2016. ISSN: 1010-061X.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12920>  
IF: 2.792





8. Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., Ens, B. J., Spiegel, C. S., Hassell, C. J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D. B., Payer, D. C., Loktionov, E. Y., Nol, E., Kwon, E., Smith, F., Gates, H. R., Vitnerová, H., Prüter, H., Johnson, J. A., St Clair, J. J. H., Lamarre, J. F., Rausch, J., Reneerkens, J., Conklin, J. R., Burger, J., Liebezeit, J., Bêty, J., Coleman, J. T., Figuerola, J., Hooijmeijer, J. C. E. W., Alves, J. A., Smith, J. A. M., Weidinger, K., Koivula, K., Gosbell, K., Exo, K. M., Niles, L., Koloski, L., McKinnon, L., Praus, L., Klaassen, M., Giroux, M. A., Sládeček, M., Boldenow, M. L., Goldstein, M. I., Šálek, M., Senner, N., Rönkä, N., Lecomte, N., Gilg, O., **Vincze, O.**, Johnson, O. W., Smith, P. A., Woodard, P. F., Tomkovich, P. S., Battley, P. F., Bentzen, R., Lanctot, R. B., Porter, R., Saalfeld, S. T., Freeman, S., Brown, S. C., Yezerinac, S., Székely, T., Montalvo, T., Piersma, T., Loverti, V., Pakanen, V. M., Tijssen, W., Kempnaers, B.: Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds.  
*Nature*. 540, 109-113, 2016. ISSN: 0028-0836.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature20563>  
IF: 40.137
9. Martin-Silverstone, E., **Vincze, O.**, McCann, R., Jonsson, C. H. W., Palmer, C., Kaiser, G., Dyke, G. J.: Exploring the relationship between skeletal mass and total body mass in birds.  
*PLoS One*. 10 (10), e0141794-1-e0141794-11, 2015. EISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0141794>  
IF: 3.057
10. Pap, P. L., Osváth, G., Sándor, K., **Vincze, O.**, Bărbos, L., Marton, A., Nudds, R. L., Vágási, C. I.: Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat.  
*Funct. Ecol.* 29 (6), 746-757, 2015. ISSN: 0269-8463.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12419>  
IF: 5.21
11. Pap, P. L., Vágási, C. I., **Vincze, O.**, Osváth, G., Veres-Szászka, J., Czirják, G. Á.: Physiological pace of life: the link between constitutive immunity, developmental period, and metabolic rate in European birds.  
*Oecologia*. 177 (1), 147-158, 2015. ISSN: 0029-8549.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-014-3108-2>  
IF: 2.902
12. Pap, P. L., Osváth, G., Aparicio, J. M., Bărbos, L., Matyjasiak, P., Rubolini, D., Saino, N., Vágási, C. I., **Vincze, O.**, Møller, A. P.: Sexual dimorphism and population differences in structural properties of barn swallow (*Hirundo rustica*) wing and tail feathers.  
*PLoS One*. 10 (6), e0130844-1-e0130844-17, 2015. EISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0130844>  
IF: 3.057



13. Lovas-Kiss, Á., Sonkoly, J., **Vincze, O.**, Green, A. J., Takács, A., Molnár, V. A.: Strong potential for endozoochory by waterfowl in a rare, ephemeral wetland plant species, *Astragalus contortuplicatus* (Fabaceae).  
*Acta Soc. Bot. Pol.* 84 (3), 321-326, 2015. ISSN: 0001-6977.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2015.030>  
IF: 1.213
14. **Vincze, O.**, Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J. A., Ticó, A. A., Burgas, D., Burke, T., Cavitt, J., Figuerola, J., Shobrak, M., Montalvo, T., Kosztolányi, A.: Local environment but not genetic differentiation influences biparental care in ten plover populations.  
*PLoS One.* 8 (4), e60998-1-e60998-10, 2013. EISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0060998>  
IF: 3.534
15. Pap, P. L., Costică, A., Vágási, C. I., Benkő, Z., **Vincze, O.**: Sex ratio and sexual dimorphism of three lice species with contrasting prevalence parasitizing the house sparrow.  
*J. Parasitol.* 99 (1), 24-30, 2013. ISSN: 0022-3395.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1645/GE-3157.1>  
IF: 1.258
16. **Vincze, O.**, Vágási, C. I., Kovács, I., Galván, I., Pap, P. L.: Sources of variation in uropygial gland size in European birds.  
*Biol. J. Linnean Soc.* 110 (3), 543-563, 2013. ISSN: 0024-4066.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/bij.12139>  
IF: 2.535
17. Vágási, C. I., Pap, P. L., **Vincze, O.**, Benkő, Z., Marton, A., Barta, Z.: Haste makes waste but condition matters: Molt rate-feather quality trade-off in a sedentary songbird.  
*PLoS One.* 7 (7), e40651-1-e40651-9, 2012. ISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0040651>  
IF: 3.73

**Total IF of journals (all publications): 90,208**

**Total IF of journals (publications related to the dissertation): 9,108**

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of Web of Science, Scopus and Journal Citation Report (Impact Factor) databases.

10 July, 2017

